Труды Зоологического института РАН
Том 319, № 3, 2015, с. 363–377



УДК 599.742.4:591.473.31

ПОДКОЖНАЯ МУСКУЛАТУРА МЕЛКИХ КУНЬИХ (CARNIVORA, MUSTELIDAE)

А.Н. Давыдова* и О.В. Жеребцова

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия;
e-mail: Alexandra.Davydova@zin.ru

РЕЗЮМЕ

Проведен сравнительный морфологический анализ подкожной мышцы (m. cutaneus trunci) у восьми представителей семейства Mustelidae: *Mustela altaica, M. nivalis, M. eversmanii, M. lutreola, M. sibirica, M. erminea, Neovison vison, Martes martes*. У всех исследованных видов р. *Mustela*, кроме горностая *M. erminea*, а также у американской норки *N. vison* часть мышечных волокон подкожной мышцы оканчивается на поверхностной фасции в плечевой области, образуя плечевую порцию (portio brachialis). Особенности строения подкожной мышцы у горностая согласуются с имеющимися морфологическими и молекулярными данными, свидетельствующими о его базальном положении в группе палеарктических видов *Mustela*. Идентичность строения m. cutaneous trunci у изученных видов *Mustela* (кроме *M. erminea*) и *N. vison*, принадлежащих к разным филогенетическим линиям, может указывать на независимое развитие плечевой порции в этих линиях.

Ключевые слова: морфология, подкожная мускулатура, m. cutaneous trunci, *Martes*, *Mustela*, *Neovison*

THE SUBCUTANEOUS MUSCLES OF SMALL MUSTELIDS (CARNIVORA, MUSTELIDAE)

A.N. Davydova* and O.V. Zherebtsova

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia;
e-mail: Alexandra.Davydova@zin.ru

ABSTRACT

The comparative morphological analysis of the subcutaneous muscle (m. cutaneus trunci) was performed in eight representatives of the family Mustelidae (*Mustela altaica, M. nivalis, M. eversmanii, M. lutreola, M. sibirica, M. erminea*, *Neovison vison*, *Martes martes*). In all examined species of *Mustela* except for the stoat *M. erminea*, and American mink *Neovison vison*, a part of the subcutaneous muscle fibers is inserted on the superficial fascia of the brachial area, forming the portio brachialis. The peculiarities of the subcutaneous muscle in *M. erminea* correlate with available morphological and molecular data, which testify its basal state in a group of Palaearctic species of *Mustela*. Identical structure of the m. cutaneous trunci in the studied species of *Mustela* (except for *M. erminea*), and *N. vison*, which belong to different phylogenetic lines, suggests independent development of the portio brachialis in these lines.

Key words: morphology, subcutaneous musculature, m. cutaneous trunci, *Martes*, *Mustela*, *Neovison*

**Автор-корреспондент / Corresponding author*

ВВЕДЕНИЕ

M. cutaneous trunci – туловищная париетальная часть подкожной мускулатуры, представляющая собой поверхностный, более или менее обособленный слой поперечнополосатых мышечных волокон. Благодаря тесной связи с кожей и ее производными, она выполняет многочисленные и разнообразные функции: отряхивание шерсти, отпугивание насекомых, участие в пассивной и активной защите с помощью игл или панциря. Подкожная мышца может также выполнять специфические функции, связанные с особенностями локомоции животных. Примеров подробного сравнительно-морфологического анализа изменчивости подкожной мускулатуры в литературе немного. Подобные сведения можно найти для копытных, грызунов, насекомоядных, некоторых сумчатых (Dobson 1882; Woods and Howland 1977; Гамбарян и др. [Gambaryan et al.] 1979; Johnson-Murray 1987; Blight et al. 1990; Iwaarden et al. 2012). Для ряда гистрикоморфных грызунов (Hystricomorpha), ежовых (Erinaceidae, Erinaceomorpha) и тенрековых (Tenrecidae, Afrosoricida) показана не только изменчивость строения подкожной мышцы, но и возможные пути ее эволюционных преобразований (Woods and Howland 1977; Гамбарян и Жеребцова [Gambaryan and Zherebtsova] 1988; Жеребцова и Давыдова [Zherebtsova and Davydova] 2011). О строении m. cutaneous trunci хищных млекопитающих известно значительно меньше: приводятся описания разной степени полноты для кошки (*Felis catus* Linnaeus, 1758), собаки (*Canis lupus familiaris* L., 1758), выдры (*Lutra lutra* L., 1758) и калана (*Enhydra lutris* L., 1758) (Хромов и др. [Chromov et al.] 1972; Tarasoff 1972; Ноздрачев [Nozdrachev] 1973; Evans 1993).

Благодаря ряду особенностей мелкие куньи из семейства Mustelidae интересны и удобны для исследования изменчивости морфологических структур, в том числе и подкожной мышцы. Род *Mustela* L., 1758 (ласки и хори) – самый многочисленный (17 видов) среди Carnivora и имеет широкое распространение, охватывающее Старый и Новый Свет (Abramov 2000; Wozencraft 2005; Павлинов [Pavlinov] 2006). При сходных размерах и габитусе виды обладают специфическими биологическими характеристиками, позволяющими им занимать разные экологические ниши в одних биотопах (Данилов и Туманов [Danilov and Tumanov] 1976; Терновский и Терновская [Ternovskiy and Ternovskaya] 1994; Аристов и Барышников [Aristov and Baryshnikov] 2001; Туманов [Tumanov] 2003, 2009). Несмотря на множество проведенных исследований с использованием различных методов, филогенетические отношения внутри рода *Mustela* не имеют однозначной интерпретации. Среди наиболее обсуждаемых вопросов – отношения как внутри мелких клад (например, положение европейской норки в группе хорей), так и в пределах более крупных подразделений (палеарктическая, южно-азиатская и южно-американская ветви) (Anderson 1989; Sato et al. 2003; Koepfli et al. 2008; Harding and Smith 2009).

Задачей настоящей работы стало выявление соотношения филогенетической и адаптивной составляющих в формировании структуры подкожной мускулатуры мелких куньих на примере шести представителей рода *Mustela* (солонгой *Mustela altaica*, горностай *M. erminea,* степной хорь *M. eversmanii,* европейская норка *M. lutreola,* ласка *M. nivalis,* колонок *M. sibirica*) и американской норки (*Neovison vison*), ранее относимой к роду *Mustela*. Для интерпретации результатов с точки зрения филогенетических отношений между мелкими куньими в качестве представителя внешней группы была выбрана лесная куница (*Martes martes*). Чтобы оценить степень влияния локомоторной специализации на характер дифференциации подкожной мышцы у куньих, для сравнения исследовали также m. cutaneous trunci домашней кошки (*Felis catus*), относящейся к другому семейству хищных (Felidae) и характеризующейся иным способом локомоции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

M. cutaneus trunci при простом (т.е. близком к исходному) плане строения представляет собой однослойный мышечный пласт. При этом мышечные волокна, покрывающие туловище с дорсальной, латеральной и вентральной поверхностей тела, спереди крепятся на медиальной стороне плечевой кости. Такое строение m. cutaneus trunci отмечается у многих слабо специализированных форм насекомоядных (гимнур, тенреков, землероек, щелезубов) и грызунов (крыс, мышей, сусликов, хомяков и др.) (Dobson 1882; Howell 1926; Johnson-Murray 1987; Гамбарян и Жеребцова [Gambaryan and Zherebtsova] 1988).

Для удобства описания и сравнения m. cutaneus trunci можно условно подразделить на несколько частей и назвать их по местам начального прикрепления мышечных волокон. Основными из них являются: дорсальная, pars dorsalis; каудальная, p. caudalis, бедренная p. femoralis, вентральная p. ventralis и др. Начальными областями прикрепления мышц принято считать те, что расположены более каудально, либо – ближе к оси тела (например, в случае pars dorsalis) (Woods and Howland 1977). В случае смещения начальной области прикрепления основных частей их название не меняется. При усложнении m. cutaneus trunci также могут образовываться дополнительные порции или части, которые, возможно, развиваются на основе исходного плана строения.

Для исследования использовали тушки взрослых животных из коллекций Зоологического института РАН, фиксированные в 5% растворе формалина или в 70° этиловом спирте (Табл. 1). Проводили послойное препарирование и зарисовку мышц, во время которых отмечали места их прикрепления, степень дифференцировки и взаимоотношения с соседними мышцами. Исследования проводили с помощью стереомикроскопа Leica MZ6 (Германия). Для лучшей визуализации мышечных волокон использовали основной анилиновый краситель миозина – крезиловый фиолетовый прочный (Crezil Fast Violet) (Ромейс [Romeis] 1954). Его водный раствор равномерно наносили с помощью пипетки непосредственно на поверхность мышцы и оставляли для прокрашивания на 10 минут, после чего излишки красителя смывали водой. Названия мышц приводятся по Международной ветеринарной анатомической номенклатуре (Waibl et al. 2005).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Описание строения подкожной мышцы исследованных видов приведено ниже. Рисунки животных выполнены единообразно (в одном размере) для лучшей визуализации и сравнения топографии мышечных порций.

Mustela nivalis – ласка
(Рис. 1A, B)

Pars dorsalis. Мышечные волокна начинаются непосредственно на средней линии спины в грудной области, образуя небольшой перекрест противоположных сторон. Далее они проходят кранио-латерально, постепенно конвергируя и спускаясь в подмышечную впадину к месту своего прикрепления.

Pars caudalis. Расположенные медиально волокна начинаются на дорсальной фасции в поясничной и крестцовой областях. Они распространяются в краниальном направлении, смыкаясь вдоль дорсальной средней линии, а в грудной области все больше отклоняются латерально и далее вместе с волокнами p. dorsalis уходят в подмышечную впадину к месту прикрепления.

Более латеральные волокна p. caudalis начинаются от наружной фасции, расположенной в области таза (при этом часть волокон начинается

Таблица 1. Список исследованных видов млекопитающих.
Table 1. The list of exemined mammal species.

№	Вид (Species)	Количество экземпляров, пол* (Number of specimens, sex*)
1	*Mustela nivalis* L., 1758	n=2 (♂,♀)
2	*Mustela erminea* L., 1758	n=2 (♂,♀)
3	*Mustela eversmanii* Lesson, 1827	n=1 (♀)
4	*Mustela altaica* Pallas, 1811	n=1 (♂)
5	*Mustela sibirica* Pallas, 1773	n=1 (♀)
6	*Mustela lutreola* L., 1761	n=1 (♂)
7	*Neovison vison* Schreber, 1777	n=1 (♂)
8	*Martes martes* L., 1758	n=1 (♀)
9	*Felis catus* L., 1758	n=1 (♂)

***Примечание.** В литературе нами не встречены сведения о половом диморфизме подкожной мышцы, за исключением некоторых отличий в строении мышечных волокон генитальной области у собаки (Evans 1993).

***Note.** We did not manage to find any data on sexual dimorphism of the m. cutaneous trunci in the literature, except for some differences in muscle fibers structure in the genital area of dog (Evans 1993).

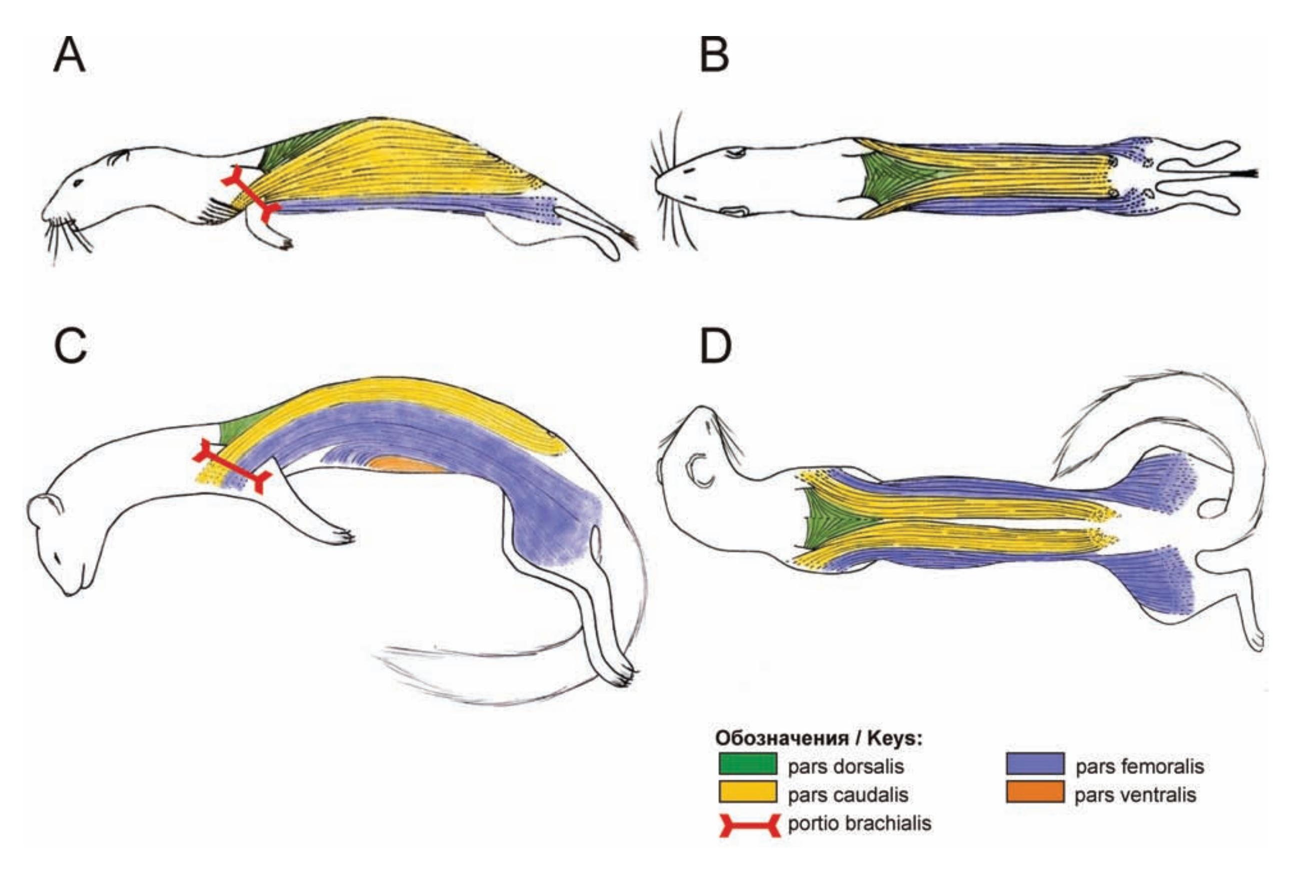


Рис. 1. Подкожная мускулатура (m. cutaneus trunci) мелких куньих: A, B – *Mustela nivalis*; C, D – *Mustela altaica*; A, C – латерально; B, D – дорсально.

Fig. 1. Subcutaneous musculature (m. cutaneus trunci) of small mustelids: A, B – *Mustela nivalis*. C, D – *Mustela altaica*; A, C – lateral view; B, D – dorsal view.

непосредственно на выступающей поверхности бугра подвздошной кости), проходят кранио-латерально, но в конце не уходят в подмышечную впадину, а распространяются поверх плечевой области. Эти волокна прикрепляются фасциально на сухожильной перемычке, прилегающей к латеральному краю ключичной части трапециевидной мышцы (m. clavotrapezius) в плечевой области.

Pars femoralis. Начинается на наружной фасции бедра. При этом часть мышечных волокон берет начало от фасции, покрывающей выступающую поверхность седалищной кости (os ischii). Волокна имеют краниальное направление и распространяются в подмышечную впадину.

Pars ventralis. Начинается на наружной фасции в паховой области. Волокна обеих сторон распространяются краниально, смыкаясь вдоль вентральной средней линии. В области грудной клетки они разделяются и далее по каждой стороне следуют в кранио-дорсальном направлении к подмышечной впадине.

Мышечные волокна всех частей, за исключением группы латеральных волокон p. caudalis, постепенно конвергируют, приближаясь к медиальной поверхности плеча. Волокна спинной и медиальные волокна хвостовой частей оканчиваются сухожильно на наружной фасции реберной порции широчайшей мышцы спины (m. latissimus dorsi). Волокна бедренной и вентральной частей оканчиваются сухожильно на наружной фасции глубокой грудной мышцы (m. pectoralis profundus). M. latissimus dorsi и m. pectoralis profundus сливаются и прикрепляются сухожильно к медиальной поверхности в проксимальной части плечевой кости.

Упомянутую выше группу латеральных волокон хвостовой части, оканчивающихся фасциально поверх плечевой области, в связи с нехарактер-

ным местом ее конечного прикрепления, удобнее выделить как отдельную порцию подкожной мышцы – **portio brachialis (плечевая порция)**. Название в этом случае дается по конечной области крепления, т.к. по области начального прикрепления эти волокна будут относиться к хвостовой части подкожной мышцы.

***Mustela altaica* – солонгой**
(Рис. 1C, D)

Pars dorsalis. Начинается на средней линии спины в грудной области, образуя небольшой перекрест волокон правой и левой сторон. Волокна следуют в кранио-латеральном направлении к месту крепления на плечевой кости.

Pars caudalis. Начинается на дорсальной фасции в тазовой области. Поверхностные мышечные волокна следуют кранио-латерально и оканчиваются на наружной фасции, покрывающей плечевую область. Более глубокие волокна этой порции оканчиваются так же, как и спинная часть.

Pars femoralis. Начинается на фасции, покрывающей внешнюю поверхность бедра. Более дорсальная часть волокон следует кранио-латерально параллельно волокнам хвостовой части и оканчивается вместе с ними на наружной фасции плечевой области. Более вентрально расположенные волокна идут параллельно дорсальным, но в области грудной клетки они поворачивают вентрально и, не достигая брюшной поверхности, оканчиваются фасцией.

Pars ventralis. Начинается на фасции в паховой области. Волокна обеих сторон распространяются краниально, смыкаясь вдоль вентральной средней линии. В грудной области они оканчиваются фасциально вблизи белой линии живота.

По аналогии с лаской у солонгоя также можно выделить плечевую порцию **portio brachialis.** Однако у солонгоя она образована мышечными волокнами как хвостовой, так и бедренной частей m. cutaneous trunci.

***Mustela eversmanii* – степной хорь**
(Рис. 2A, B)

Pars dorsalis. Начинается на средней линии спины в грудной области, образуя небольшой перекрест волокон правой и левой сторон. Волокна следуют в кранио-латеральном направлении к месту прикрепления на плечевой кости.

Pars caudalis. Начинается на дорсальной фасции в области крестца и первых хвостовых позвонков. Поверхностные мышечные волокна следуют кранио-латерально и оканчиваются на фасции, покрывающей латеральную поверхность плеча. Более глубокие волокна хвостовой части оканчиваются так же, как и спинная часть.

Pars femoralis. Ее волокна берут начало на фасции, покрывающей наружную поверхность бедра. Отсюда более дорсальная порция волокон следует кранио-латерально параллельно волокнам хвостовой части и оканчивается вместе с ними на наружной фасции плечевой области. Более вентральные волокна сначала идут параллельно p. dorsalis, но в грудной области поворачивают вентрально и, не достигая брюшной поверхности, оканчивается фасциально.

Pars ventralis. Не обнаружена.

Portio brachialis. Образована волокнами хвостовой и бедренной частей, оканчивающихся фасциально поверх плечевой области.

***Mustela lutreola* – европейская норка**
(Рис. 2C, D)

Pars dorsalis. Начинается на средней линии спины в грудной области, образуя небольшой перекрест волокон правой и левой сторон. Волокна следуют к месту прикрепления на плечевой кости в кранио-латеральном направлении.

Pars caudalis. Начинается на дорсальной фасции в тазовой области. Мышечные волокна следуют краниально, в области грудного отдела приобретают кранио-латеральное направление и направляются в подмышечную впадину к месту прикрепления на плечевой кости. Часть волокон оканчивается фасциально поверх плечевой области.

Pars femoralis. Волокна начинаются на наружной фасции, покрывающей внешнюю и внутреннюю поверхность бедра. Далее они следуют краниально параллельными пучками, постепенно отклоняясь в вентральном направлении. При этом более дорсально расположенные волокна оканчиваются в подмышечной впадине, а более вентральные – на наружной фасции, не достигая средней линии живота.

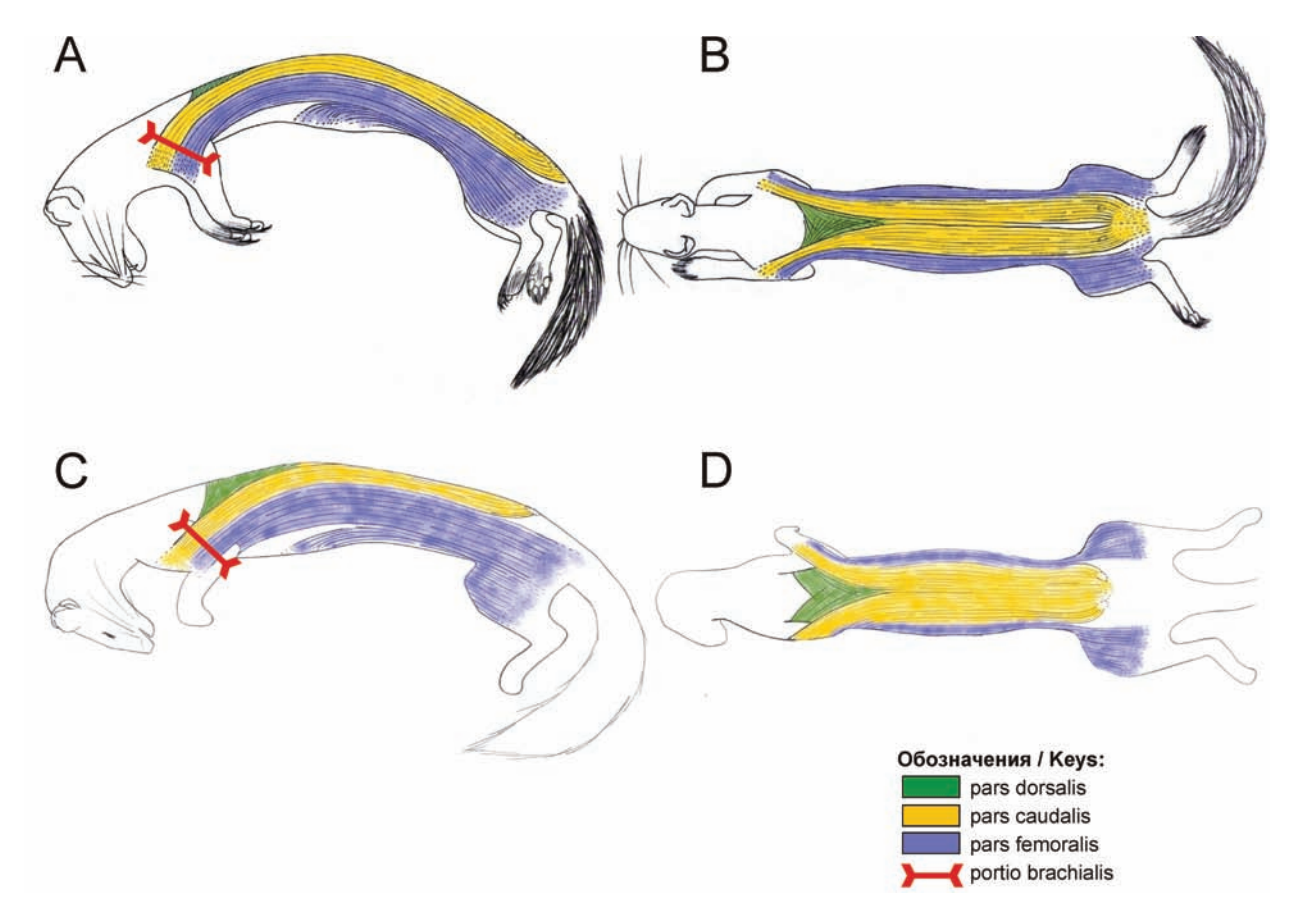


Рис. 2. Подкожная мускулатура (m. cutaneus trunci) мелких куньих: A, B – *Mustela eversmanii*; C, D – *Mustela lutreola*; A, C – латерально; B, D – дорсально.

Fig. 2. Subcutaneous musculature (m. cutaneus trunci) of small mustelids: A, B – *Mustela eversmanii*; C, D – *Mustela lutreola*; A, C – lateral view; B, D – dorsal view.

Pars ventralis. Начинается фасциально в паховой области. Волокна распространяются краниально, оканчиваясь в основном на фасции в области грудного отдела, а более медиально расположенные волокна – непосредственно на белой линии живота.

Portio brachialis. Образована волокнами как хвостовой, так и бедренной частей, оканчивающихся фасциально поверх плечевой области.

Mustela sibirica – колонок
(Рис. 3A, B)

Pars dorsalis. Начинается на средней линии спины в грудной области, образуя небольшой перекрест волокон правой и левой сторон. Волокна следуют в кранио-латеральном направлении, спускаясь в подмышечную впадину к месту своего прикрепления.

Pars caudalis. Начинается на дорсальной фасции в тазовой области. Бóльшая медиальная группа мышечных волокон следует кранио-латерально и оканчиваются на наружной фасции, покрывающую плечевую область. Меньшая латеральная группа волокон распространяется параллельно медиальной, но постепенно уходит в подмышечную впадину к месту прикрепления.

Pars femoralis. Волокна начинаются на фасции, покрывающей внешнюю поверхность бедра, и следуют краниально. При этом дорсально расположенные волокна оканчиваются в подмышечной впадине, а вентральные распространяются на брюшную сторону, прикрепляясь на фасции вблизи белой линии живота в грудной области.

Pars ventralis. Начинается на фасции в паховой области. Волокна распространяются краниально, оканчиваясь фасциально в грудной области, непосредственно каудальнее волокон бедренной части.

Portio brachialis. Волокна, оканчивающиеся фасциально поверх плечевой области, являются составляющими хвостовой и бедренной частей m. cutaneus trunci.

***Mustela erminea* – горностай**
(Рис. 3C, D)

Pars dorsalis. Начинается на средней линии спины в грудной области, образуя небольшой перекрест волокон правой и левой сторон. Распространяясь в кранио-латеральном направлении, волокна спускаются в подмышечную впадину и следуют к месту своего прикрепления.

Pars caudalis. Начинается на дорсальной фасции в крестцовой области, при этом часть волокон берет начало от фасции, покрывающей подвздошную кость; в поясничной области волокна отходят непосредственно от средней линии спины. Все волокна распространяются кранио-латерально и оканчиваются на плечевой кости.

Pars femoralis. Начинается на наружной фасции бедра. Более медиальные волокна идут параллельно волокнам хвостовой части, смыкаясь и оканчиваясь вместе с ними на плечевой кости, а латеральная часть волокон в грудной области постепенно отклоняется вентрально и оканчиваются фасциально на белой линии живота.

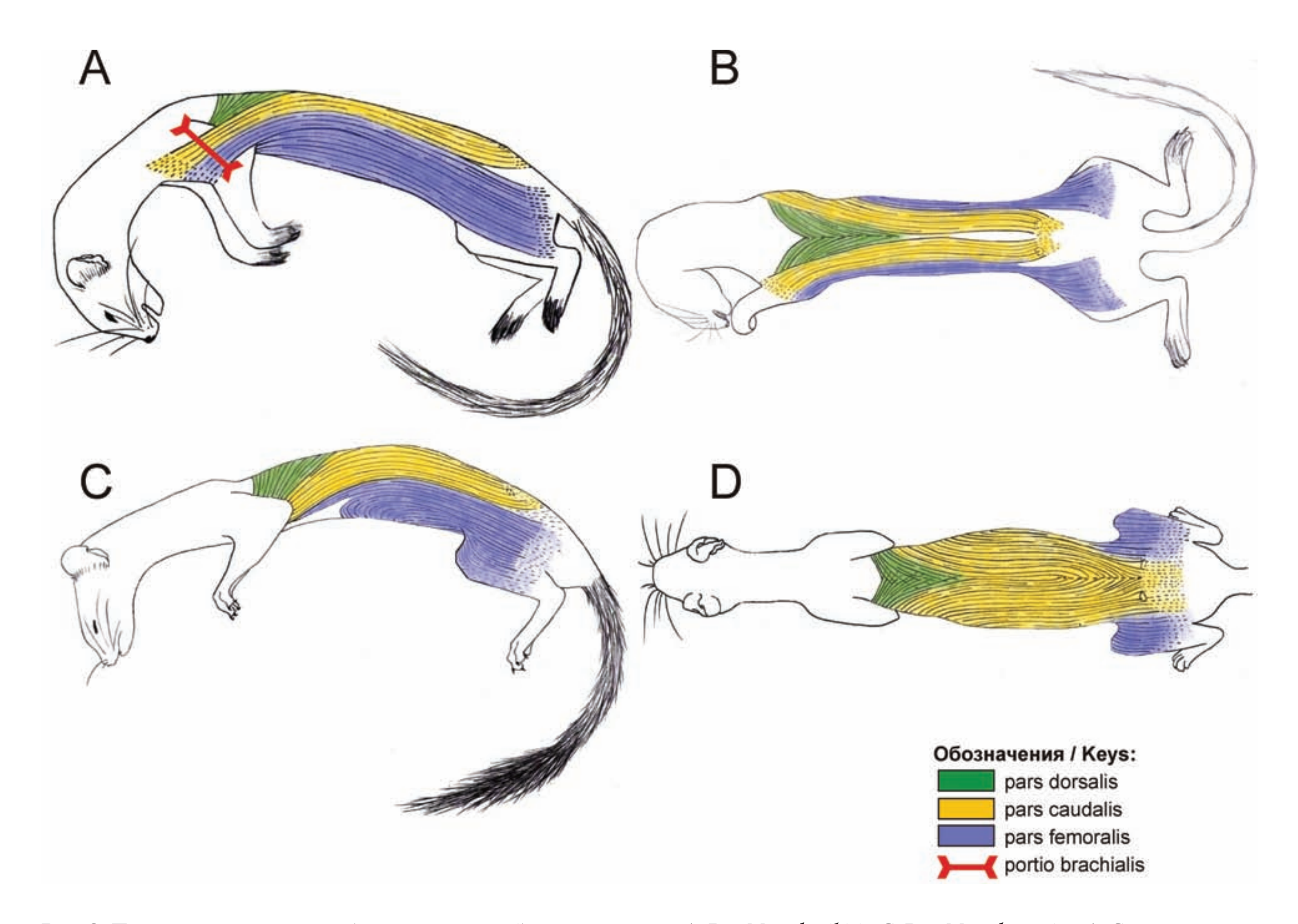


Рис. 3. Подкожная мускулатура (m. cutaneus trunci) мелких куньих: A, B – *Mustela sibiric*; C, D – *Mustela ermine*; A, C – латерально; B, D – дорсально.

Fig. 3. Subcutaneous musculature (m. cutaneus trunci) of small mustelids: A, B – *Mustela sibirica*; C, D – *Mustela ermine*; A, C – lateral view; B, D – dorsal view.

Pars ventralis. Начинается фасциально в области гениталий, далее мышечные волокна следуют в краниальном направлении и, не достигая грудной области, оканчиваются на белой линии живота.

Portio brachialis. Не выражена.

***Neovison vison* – американская норка**

Изображение подкожной мышцы для данного вида в работе не представлено, поскольку ее строение у *N. vison* практически идентично таковому *M. lutreola*.

Pars dorsalis. Начинается на средней линии спины в грудной области, образуя небольшой перекрест волокон правой и левой сторон. Волокна следуют в кранио-латеральном направлении к месту прикрепления в подмышечную впадину.

Pars caudalis. Начинается на дорсальной фасции в крестцово-поясничной области. Мышечные волокна в основном проходят краниально, в области грудного отдела приобретая кранио-латеральное направление, и далее следуют в подмышечную впадину к месту своего прикрепления на плечевой кости. Медиальная часть волокон оканчивается фасциально поверх плечевой области.

Pars femoralis. Волокна начинаются на фасции, покрывающей внешнюю поверхность бедра, и далее следуют краниально. При этом более дорсальные из них оканчиваются в подмышечной впадине, а более вентральные волокна – на фасции в области грудного отдела.

Pars ventralis. Начинается фасциально в паховой области. Волокна распространяются краниально, оканчиваясь в основном на фасции в области грудного отдела, более медиально расположенные волокна – непосредственно на белой линии живота.

Portio brachialis. Образована волокнами как хвостовой, так и бедренной частей, оканчивающихся фасциально поверх плечевой области.

***Martes martes* – лесная куница**
(Рис. 4A, B)

Pars dorsalis. Начинается на средней линии спины в грудной области, образуя небольшой перекрест волокон правой и левой сторон. Далее волокна распространяются в кранио-латеральном направлении к месту своего прикрепления на плечевой кости.

Pars caudalis. Начинается на дорсальной фасции в пояснично-крестцовой области. Мышечные волокна проходят краниально параллельными пучками, постепенно на уровне передних конечностей всё более отклоняясь в вентральном направлении, и далее следуют в подмышечную впадину к месту прикрепления.

Pars femoralis. Мышечные волокна начинаются на фасции, покрывающей наружную поверхность бедра. Более дорсальные волокна следуют краниально в подмышечную впадину к месту прикрепления на плечевой кости. Небольшая порция ее вентральных волокон оканчивается фасциально на боковой поверхности тела.

Pars ventralis. Не обнаружена.

Portio brachialis. Не выражена.

***Felis catus* – домашняя кошка**
(Рис. 4C, D)

У домашней кошки, как и у остальных рассмотренных нами видов хищных млекопитающих, подкожная мышца представляет собой однослойный мышечный пласт, покрывающий дорсальную, боковую и брюшную поверхности тела.

Pars dorsalis. Начинается на поверхностной фасции вдоль средней линии спины в межлопаточной области. Мышечные волокна правой и левой сторон не соприкасаются друг с другом на дорсальной средней линии. Они постепенно сходятся в латеро-вентральном направлении, следуя в подмышечную впадину, где оканчиваются на гребне большого бугорка плечевой кости.

Pars caudalis. Начинается на поверхностной дорсальной фасции в области основания хвоста. Волокна правой и левой сторон постепенно смыкаются на средней линии в поясничной области и следуют кранио-латерально. В грудной области эта порция все больше отклоняется кранио-вентрально, соприкасаясь с каудальными волокнами предыдущей дорсальной порции и спускаясь вместе с ними в подмышечную впадину к месту общего прикрепления на плечевой кости; часть ее латеральных волокон оканчивается фасциально на вентральной стороне тела.

Pars femoralis. Начинается достаточно широко на всей наружной фасции бедра. Отсюда ее волокна следуют кранио-вентрально, постепенно смыкаясь с волокнами хвостовой порции, и оканчиваются вместе с ними фасциально на брюшной

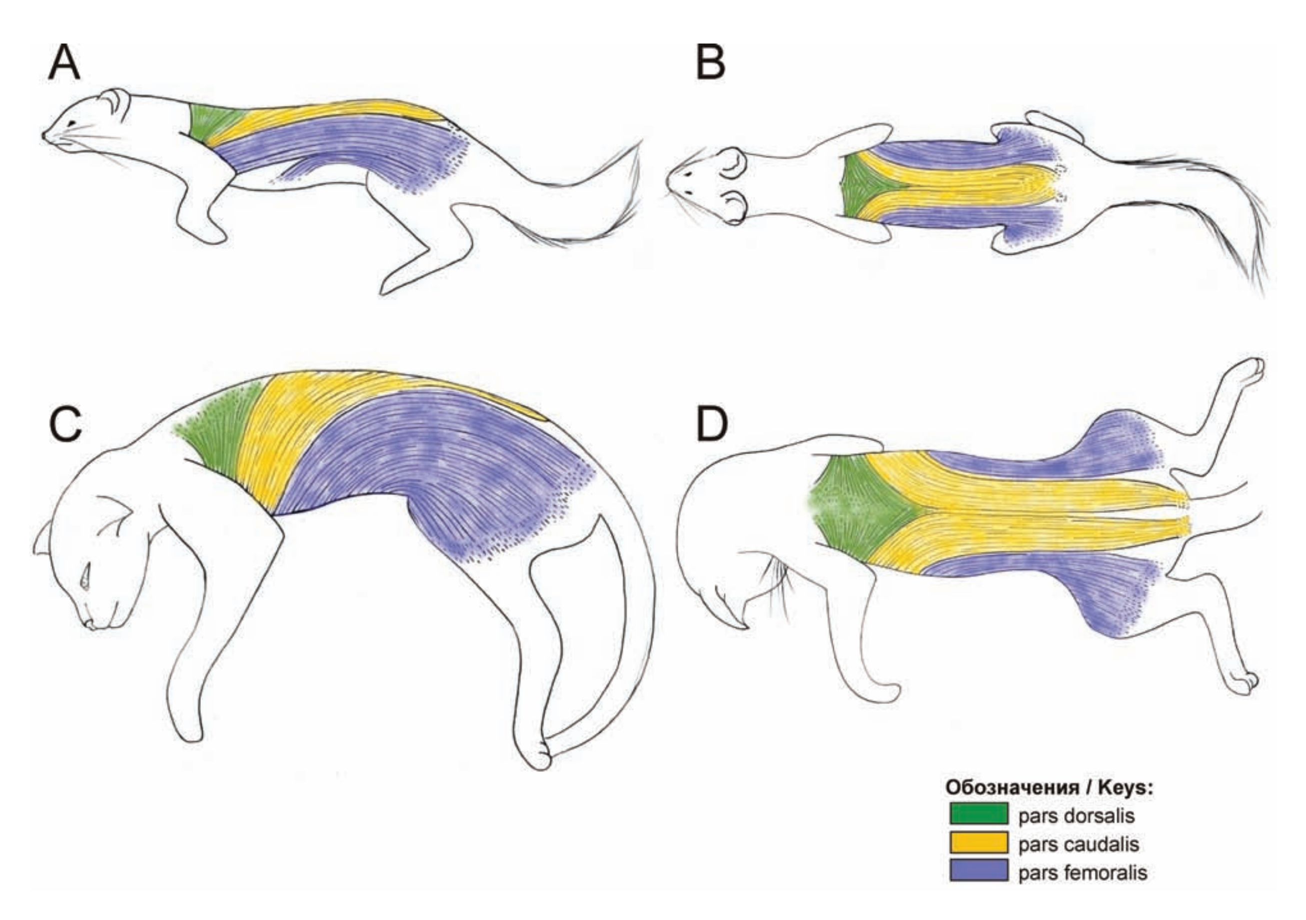


Рис. 4. Подкожная мускулатура (m. cutaneus trunci) куницы и кошки: A, B – *Martes martes*; C, D – *Felis catus*; A, C – латерально; B, D – дорсально.

Fig. 4. Subcutaneous musculature (m. cutaneus trunci) of marten and cat: A, B – *Martes martes*; C, D –*Felis catus*; A, C – lateral view; B, D – dorsal view.

стороне тела вдоль вентральной средней линии в грудной области. При этом, чем каудальнее окончание, тем ближе волокна этой порции подходят к средней линии живота.

Pars ventralis. Не обнаружена.

Portio brachialis. Не обнаружена.

ОБСУЖДЕНИЕ

До сих пор в морфологии остается открытым вопрос о причинах эволюционных изменениях в структуре и функции. На направление структурной и функциональной эволюции организмов могут влиять как внешние факторы (окружающая среда), так и внутренние филогенетические и онтогенетические компоненты. Сравнительный анализ морфофункциональных преобразований различных органов родственных форм с разной степенью филогенетической близости позволяет проследить основные направления и факторы их адаптивной радиации. Подробное морфологическое описание способствует пониманию, обусловлено ли наблюдаемое структурное сходство адаптивным характером или указывает на родственные отношения внутри группы (Соколов и др. [Sokolov et al.] 1974; Суханов и Гамбарян [Sukhanov and Gambaryan] 1984; Liem and Wake 1985; Гамбарян [Gambaryan] 1989; Vorobyeva 1991; Туманов [Tumanov] 2003; Потапова [Potapova] 2013; Samuels et al. 2013).

В результате проведенного сравнительного анализа удалось выявить ряд характерных особенностей в строении подкожной мышцы у представителей рода *Mustela*:

1. У всех исследованных видов наблюдается однослойный план строения m. cutaneus trunci, сходство в структуре и топографии ее спинной части (p. dorsalis) и начальной области прикрепления бедренной части (p. femoralis).

У ласки окончание p. femoralis отличается от такового всех остальных рассмотренных форм тем, что эта часть прикрепляется только на наружной фасции грудных мышц и не выходит на брюшную поверхность тела.

2. Хвостовая часть мышцы (p. caudalis) начинается на поверхностной дорсальной фасции в пояснично-крестцовой области. Исключением является степной хорь, у которого место прикрепления хвостовой части смещено немного каудальнее.

3. У всех видов рода *Mustela*, кроме горностая, имеется характерная поверхностная плечевая порция (portio brachialis). При этом у ласки она образована частью мышечных волокон только p. caudalis, а у остальных форм – волокнами p. caudalis и p. femoralis. Составляющие ее волокна оканчиваются не как обычно, на плечевой кости, а на поверхностной фасции плечевой области.

4. Строение вентральной части подкожной мышцы (p. ventralis), обнаруженной у всех исследованных видов *Mustela* за исключением степного хоря, в основном сходно. Однако у ласки план ее строения отличается от такового остальных форм и ближе к исходному типу.

У лесной куницы portio brachialis и p. ventralis отсутствуют. Топология других частей подкожной мышцы у куницы напоминает таковую у *Mustela*. В целом план строения m. cutaneus trunci у *Martes martes* ближе всего к таковому горностая.

По описаниям подкожной мышцы выдры (*Lutra lutra*) и калана (*Enhydra lutris*), приведенным в работе Тарасоффа (Tarasoff 1972), можно судить о некотором ее сходстве с подкожной мышцей мелких куньих (спинная, бедренная части). Помимо этого у выдры и калана можно отметить наличие мышечных волокон, сходных по топографии с плечевой порцией представителей *Mustela*. Отличием является каудальное смещение начального прикрепления хвостовой части в ягодичную область.

Подкожная мышца кошки отличается от всех проанализированных куньих характером начального прикрепления ее дорсальной и каудальной частей. В отличие от представителей Mustelidae у кошки мышечные волокна p. dorsalis правой и левой сторон не соприкасаются друг с другом в области дорсальной средней линии, а начинаются фасциально. В свою очередь p. caudalis у кошки берет начало от основания хвоста, а не в пояснично-крестцовой области как у большинства рассмотренных куньих, что ближе к исходному для всех млекопитающих плану строения. Так же как у куницы, у кошки отсутствуют portio brachialis и p. ventralis. Строение подкожной мышцы кошки и собаки в общих чертах сходно (Nozdrachev 1973, Evans 1993). Однако волокна спинной части у собаки в отличие от таковых кошки возникают на дорсальной средней линии, перекрещиваясь с волокнами противоположной стороны. Кроме того у собаки развита вентральная часть, отсутствующая у кошки. Несмотря на некоторые черты специализации (окончание бедренной части на вентральной стороне тела и начальная дифференцировка каудальной части подкожной мышцы), свойственные семейству кошачьих (Felidae), для кошки характерен простой, однослойный план строения m. cutaneus trunci, отмеченный также у многих других млекопитающих, не имеющих каких-либо функциональных специализаций (Dobson 1882; Howell 1926; Гамбарян и Жеребцова [Gambaryan and Zherebtsova] 1988).

Подкожная мускулатура – элемент сложного морфофункционального комплекса, преобразования которого могут быть связаны с рядом важных функциональных адаптаций. В пределах ежовых (Erinaceomorpha, Erinaceidae) и тенрековых (Afrosoricida, Tenrecidae) становление механизмов пассивной защиты связано с появлением иглистого покрова и глубокими преобразованиями подкожных мышц, имеющими сходную направленность в обеих группах (Гамбарян и Жеребцова [Gambaryan and Zherebtsova] 1988). Подкожная мышца у кротов (Soricomorpha, Talpidae) и златокротов (Afrosoricida, Chrysochloridae) претерпевает характерные перестройки в связи с роющим образом жизни (Гамбарян и др. [Gambaryan et al.] 2005, 2010). Дифференциация и появление дополнительных мышечных порций m. cutaneous trunci наблюдается также у зубров (подтягивание задних конечностей вперед), ламантинов (сгибание хвоста), некоторых сумчатых (поднимание и выгибание летательной перепонки) (Гамбарян и др. [Gambaryan et al.] 1979; Гамбарян и Суханов [Gambaryan and Sukhanov] 1986; Johnson-Murray 1987).

Исходя из описанных в литературе случаев структурных преобразований подкожной мускулатуры, можно сделать предположение о функциональном значении плечевой порции мелких куньих. Во-первых, наличие дополнительных точек прикрепления m. cutaneus trunci в плечевой области спереди и поясничной – сзади, может способствовать интенсификации одной из главных функций подкожной мышцы – отряхивания шерсти. Необходимость этого можно объяснить тем, что большинство мелких куньих преследуют добычу в норах и ходах (Туманов [Tumanov] 2003), что приводит к загрязнению шкурки. Сходное объяснение усложнения подкожной мускулатуры приводится для животных, ведущих роющий образ жизни (Гамбарян [Gambaryan] 1960; Гамбарян и др. [Gambaryan et al.] 2010).

Во-вторых, для бега мелких куньих характерно увеличение подвижности позвоночного столба, сгибательно-разгибательные движения которого сообщают ускорение туловищу при наземном движении (Гамбарян [Gambaryan] 1972; Соколов и др. [Sokolov et al.] 1974). Так, сильное разгибание позвоночного столба во время фазы опоры задних конечностей придает ускорение туловищу, обеспечивающее «растянутый полет». Сгибание спины перед стадией перекрещенного полета в фазе передней опоры происходит почти полностью за счет инерционных сил. Эти движения позвоночного столба способствуют возрастанию длины полного шага, а тем самым и увеличению скорости бега. Исходя из того предположения, что сокращение мышечных волокон плечевой порции, имеющих кранио-каудальное направление, может способствовать сгибанию туловища, и, следовательно, увеличению скорости бега, можно предположить, что данная порция является специфической морфологической структурой, развившейся в результате приспособления к передвижению парным галопом, характерному для куньих. Таким образом, плечевая порция подкожной мышцы у мелких куньих может быть морфофункциональной особенностью, связанной с образом жизни и характером локомоции.

Отдельный интерес представляет рассмотрение филогенетической составляющей структурного разнообразия подкожной мускулатуры. Полученные нами данные хорошо согласуются со сложившимися представлениями о филогении группы (Рис. 5). В предыдущих исследованиях было показано, что для горностая (*M. erminea*) характерно анцестральное состояние морфологических, цитологических и биохимических признаков, отличающих его от других евразийских видов *Mustela* (Гептнер и др. [Heptner et al.] 1967; Графодатский и др. [Graphodatsky et al.] 1976; Youngman 1982; Барышников и Абрамов [Baryshnikov and Abramov] 1997, 1998; Абрамов [Abramov] 2000).

Принимая во внимание отсутствие плечевой порции у горностая, а также у лесной куницы, домашней кошки, собаки и других млекопитающих со слабо специализированной подкожной мышцей, можно предположить, что строение m. cutaneus trunci горностая указывает на его базальное положение по отношению к евразийским видам *Mustela*. Это хорошо согласуется и с молекулярными данными, согласно которым горностай является сестринским видом для евразийских крупно- и мелкоразмерных ласок (large and small weasel groups: Masuda and Yoshida 1994; Kurose et al. 2000, 2005, 2008; Sato et al. 2003; Yamada and Masuda 2010). В этом случае план строения m. cutaneus trunci горностая является переходным между таковым лесной куницы и группы мелкоразмерных (солонгой, ласка) и крупноразмерных (лесной и степной хори, европейская норка, колонок) ласок. Однако американская норка, выделяемая в настоящее время на основании кариологических, биохимических, молекулярных и кранио-дентальных признаков в род *Neovison*, сестринский роду *Mustela* (Youngman 1982; Барышников и Абрамов [Baryshnikov and Abramov] 1997, 1998; Абрамов [Abramov] 2000; Wozencraft 2005), также имеет плечевую порцию. Стоит отметить, что строение подкожной мышцы *Neovison vison* и крупно- и мелкоразмерных ласок (в особенности *Mustela lutreola*) в целом очень сходно.

Объяснение наличия плечевой порции у американской норки можно найти в эволюционной истории группы. Принято считать, что центром происхождения и диверсификации представителей Mustelidae, в том числе и рода *Mustela*, исходя из палеонтологических находок (поздний олигоцен), является Евразия. Это согласуется с тем, что большинство ныне живущих видов (34 из 59) являются либо евразийскими эндемиками, либо имеют часть ареала на территории Евразии (Wolsan 1993,1999; Koepfli et al. 2008). Дальнейшая биогеографическая история рода отличалась межконтинентальной дисперсией и последующей

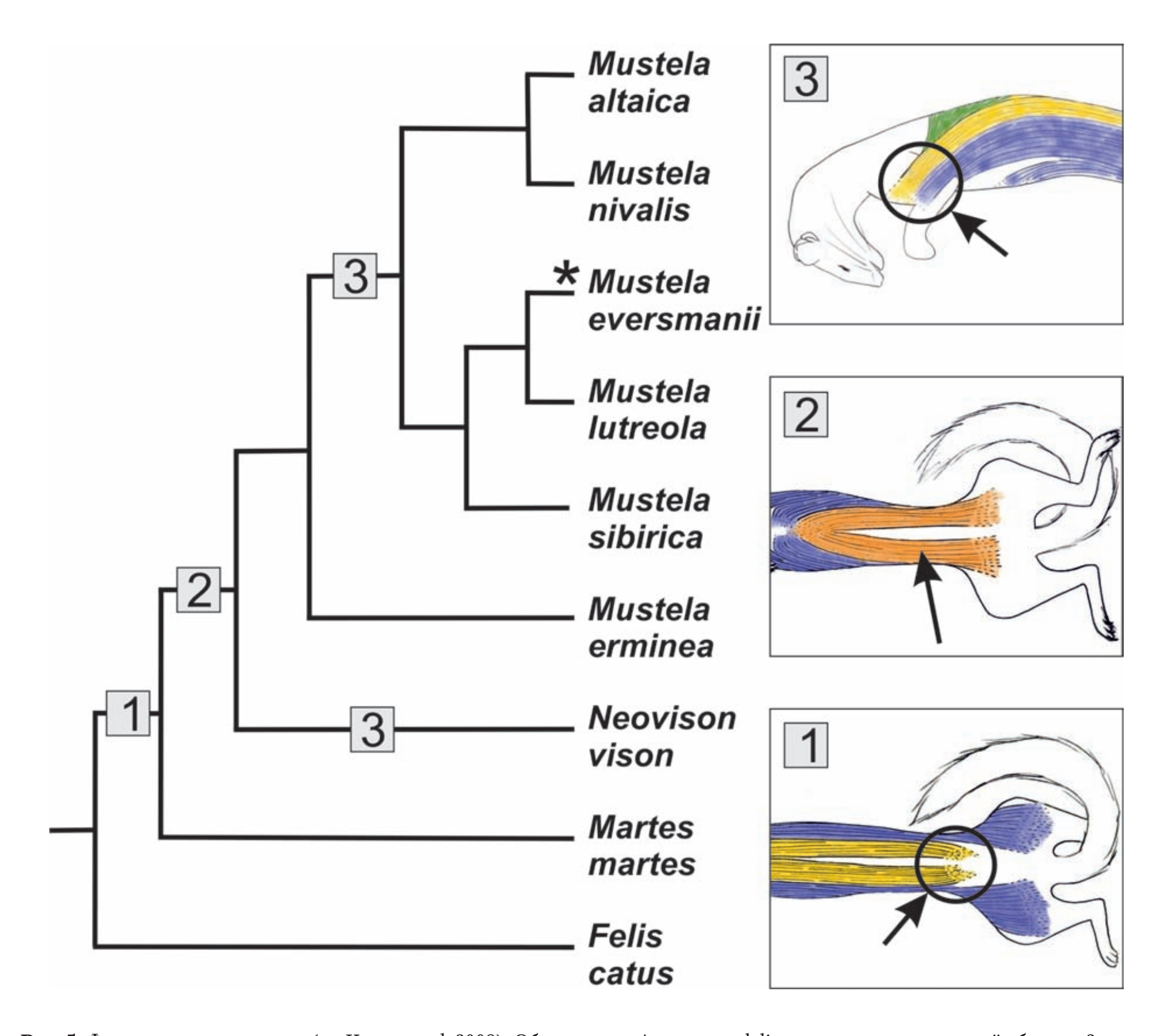


Рис. 5. Филогенетическая схема (по Kurose et al. 2008). Обозначения: 1 – pars caudalis начинается в крестцовой области; 2 – pars ventralis выражена; 3 – portio brachialis выражена; * – у *Mustela eversmanii* pars ventralis отсутствует.

Fig. 5. Phylogenetic scheme (after Kurose et al. 2008). Designation: 1 – pars caudalis begins in the sacral area; 2 – pars ventralis is present; 3 – portio brachialis is present; * – in *Mustela eversmanii* pars ventralis is absent.

видовой диверсификацией, связанными с неогеновыми климатическими изменениями. Первая волна миграции в Северную Америку пришлась на ранний миоцен. Последующая после миграции радиация (поздний миоцен – ранний плиоцен, 8–10 млн. л. н.) дала начало современным американским видам (*Neovison vison*, *Mustela frenata*, *M. felipei* и *M. africana*). Таким образом, американские формы представляют собой отдельную кладу, отличную в первую очередь от видов из Юго-Восточной Азии, а затем от евразийских видов.

Горностай, являющийся базальным видом для евразийских *Mustela*, по различным оценкам отделился около 3.9–6.7 млн. л. н., что гораздо позже радиации американских видов (Bininda-Emonds et al. 1999; Sato et al. 2003; Koepfli et al. 2008). Таким образом, становление ласок и хорьков Евразии происходило независимо от американских видов. Отсутствие плечевой порции у горностая можно интерпретировать по-разному. Если допустить, что гипотетический общий предок для родов *Mustela* и *Neovison* не имел плечевой порции,

то ее отсутствие у горностая – плезиоморфный (исходный) признак. При этом развитие плечевой порции можно рассматривать как результат параллелизма между американской норкой *Neovison vison* и представителями евразийской ветви *Mustela*. Независимому возникновению характерной порции могло способствовать сходство занимаемых видами экологических ниш и образа жизни (специализации на преследовании мелких млекопитающих, в том числе и в норах). Другой вариант – наличие плечевой порции у гипотетического предка и ее утрата горностаем. В таком случае portio brachialis можно рассматривать как апоморфный признак группы в целом.

Однако для того, чтобы ответить на вопрос, какой из сценариев преобразования подкожной мускулатуры в этом роде более вероятен, требуется привлечь более широкий материал, прежде всего, по американским видам. В данной работе, как и многих других, в сравнительный анализ включены несколько евразийских видов и только один американский. Работы, где сопоставляются южно-азиатские и/или американские виды довольно редки, но получаемые при этом результаты расширяют представление о филогении группы (Koepfli et al. 2008; Harding and Smith 2009; Abramov et al. 2013). Исследование подкожной мышцы у других американских и южно-азиатских видов *Mustela* позволило бы получить более четкое представление о путях ее преобразования внутри рода.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявлены следующие особенности строения подкожной мышцы у исследованных представителей *Mustela*: сходство в начальных областях прикрепления спинной, хвостовой и бедренной частей m. cutaneous trunci; наличие выраженной вентральной части (за исключением *Mustela eversmanii*); наличие поверхностной плечевой порции (portio brachialis) у всех видов кроме *Mustela erminea*.

Отсутствие плечевой порции у *M. erminea*, *Martes martes* и *Felis catus* свидетельствует о более слабой дифференцировке их подкожной мускулатуры, строение которой ближе к исходному плану m. cutaneous trunci млекопитающих.

Особенности строения подкожной мышцы *M. erminea* согласуются с другими имеющимися морфологическими и молекулярными данными, свидетельствующими о его базальном положении в группе евразийских видов рода *Mustela*.

План строения m. cutaneous trunci у *Neovison vison* и палеарктических видов *Mustela* (в особенности *M. lutreola*) сходен. Поскольку эти виды принадлежат к разным кладам мелких куньих, можно предположить, что плечевая порция развивается у них независимо.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность Н.В. Киселевой, В.Г. Монахову, В.В. Платонову за предоставленный материал; А.В. Абрамову, Н.И. Абрамсон, А.О. Аверьянову, П.П. Гамбаряну и И.Л. Туманову – за обсуждение работы. Исследования поддержаны грантом РФФИ № 13-04-00203.

ЛИТЕРАТУРА

Abramov A.V. 2000. A taxonomic review of the genus Mustela (Mammalia, Carnivora). *Zoosystematica rossica*, **8**: 357–364.

Abramov A.V., Meshcherskiy I.G., Aniskin V.M. and Rozhnov V.V. 2013. The mountain weasel *Mustela kathiah* (Carnivora: Mustelidae): molecular and karyological data. *Biology Bulletin*, **40**(1): 52–60.

Anderson E. 1989. The phylogeny of mustelids and the systematics of ferrets. In: U.S. Seal, E.T. Thorne, M.A. Bogan, S.H. Anderson (Eds.). Conservation biology and the black-footed ferret. Yale University Press, New Haven: 10–20.

Aristov A.A. and Baryshnikov G.F. 2001. Mammals of the fauna of Russia and adjacent regions. Carnivores and pinnipeds. Guides to the Russian fauna published by Zoological Institute of RAS. Vol. 169. Zoological Institute RAS, Saint-Petersburg, 560 p. [In Russian].

Baryshnikov G.F. and Abramov A.V. 1997. Structure of baculum (os penis) in Mustelidae (Mammalia, Carnivora), Communication 1. *Zoologicheskiy zhurnal*, **76**(12): 1399–1410. [In Russian with English summary].

Baryshnikov G.F. and Abramov A.V. 1998. Structure of baculum (os penis) in Mustelidae (Mammalia, Carnivora), Communication 2. *Zoologicheskiy zhurnal*, **77**(2): 231–236. [In Russian with English summary].

Bininda-Emonds O.R.P., Gittleman J.L. and Purvis A. 1999. Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). *Biological Reviews*, **74**: 143–175.

Blight A.R., McGinnis M.E. and Borgens R.B. 1990. Cutaneus trunci muscle reflex of the guinea pig. *Journal of Comparative Neurology*, **296**: 614–633.

Chromov B.M., Korotkevich N.S., Pavlova A.F., Poyarkova M.S. and Shejko V.Z. 1972. Anatomy of dog. Nauka, Leningrad, 232 p. [In Russian].

Danilov P.I. and Tumanov I.L. 1976. Mustelids of North-West of USSR. Nauka, Leningrad, 256 p. [In Russian].

Dobson G.E. 1882. A monograph of the Insectivora. Systematic and anatomical. Part 1. London. J. Van. Voorst., London, 172 p.

Evans H.E. 1993. Miller's Anatomy of the dog (3rd ed.). WB Saunders Company, Philadelphia, 1113 p.

Gambaryan P.P. 1960. Adaptive features of the locomotor organs in fossorial mammals. Izdatel'stvo AN ArmSSR, Yerevan, 195 p. [In Russian].

Gambaryan P.P. 1972. The running of mammals. Adaptive features of locomotor organs. Nauka, Leningrad, 334 p. [In Russian].

Gambaryan P.P. 1989. Evolution of the facial musculature of mammals. Nauka, Leningrad, 148 p. [In Russian].

Gambaryan P.P., Gudkov V.M. and Sukhanov V.B. 1979. Skeletal muscles (Chapter 3). In: V.E. Sokolov (Ed.). European bison. Morphology, systematics, evolution, ecology. Nauka, Moscow: 196–291. [In Russian].

Gambaryan P.P. and Sukhanov V.B. 1986. Structure, functions and adaptive features of the skeletal musculature of manatee (Chapter 5). In: V.E. Sokolov (Ed.). Manatee. Morphological adaptations. Nauka, Moscow: 188–305. [In Russian].

Gambaryan P.P. and Zherebtsova O.V. 1988. Transformation of hypodermic muscles caused by the development of acicular integument in Insectivora (Erinaceidae and Tenrecidae). Communication 1. *Zoologicheskiy zhurnal*, **67**(1): 79–89. [In Russian].

Gambaryan P.P., Zherebtsova O.V. and Platonov V.V. 2005. Morphofunctional analysis of the cervical-thoracic region in some burrowing mammals. *Russian Journal of Theriology*, **4**(1): 13–41.

Gambaryan P.P., Zherebtsova O.V. and Platonov V.V. 2010. Convergent development of the subcutaneous muscles in moles and golden moles. *Zhurnal obshchey biologii*, **71**(3): 229–240. [In Russian].

Graphodatskiy A.S., Volobuev V.T., Ternovskiy D.V. and Radjabli S.I. 1976. G-banding of the chromosomes in seven species of Mustelidae (Carnivora). *Zoologicheskiy zhurnal*, **55**(11): 1704–1709. [In Russian].

Harding L.E. and Smith F.A. 2009. *Mustela* or *Vison*? Evidence for the taxonomic status of the American mink and a distinct biogeographic radiation of American weasels. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **52**: 632–642.

Heptner V.G., Naumov N.P., Yurgenson P.B., Sludskiy A.A., Chirkova A.F. and Bannikov A.G. 1967. Mammals of the Soviet Union, Vol. 2(1) Sea cows and Carnivora. Vysshaya shkola, Moscow, 1004 p. [In Russian].

Howell A.B. 1926. Anatomy of the wood rat. The Williams and Wilkins Company, Baltimore, 225 p.

Iwaarden A.V., Stubbs N.C. and Clayton H.M. 2012. Topographical anatomy of the equine m. cutaneus trunci in relation to the position of the saddle and girth. *Journal of Equine Veterinary Science*, **32**(9): 1–6.

Johnson-Murray J.L. 1987. The comparative myology of the gliding membranes of *Acrobates*, *Petauroides* and *Petaurus* contrasted with the cutaneous myology of *Hernibelideus* and *Pseudocheirus* (Marsupialia: Phalangeridae) and with selected gliding rodentia (Sciuridae and Anamoluridae). *Australian Journal of Zoology*, **35**: 101–13.

Koepfli K.-P., Deere K.A., Slater G.J., Begg C., Begg K., Grassman L., Lucherini M., Veron G. and Wayne R.K. 2008. Multigene phylogeny of the Mustelidae: resolving relationships, tempo and biogeographic history of a mammalian adaptive radiation. *BMC Biology*, **6**: 10.

Kurose N., Abramov A.V. and Masuda R. 2000. Intrageneric diversity of the cytochrome b gene and phylogeny of Eurasian species of the genus *Mustela* (Mustelidae, Carnivora). *Zoological Science*, **17**(5): 673–679.

Kurose N., Abramov A.V. and Masuda R. 2005. Comparative phylogeography between the ermine *Mustela erminea* and the least weasel *M. nivalis* of Palaearctic and Nearctic regions, based on analysis of mitochondrial DNA control region sequences. *Zoological Science*, **22**(10): 1069–1078.

Kurose N., Abramov A.V. and Masuda R. 2008. Molecular phylogeny and taxonomy of genus *Mustela* (Mustelidae, Carnivora), inferred from mitochondrial DNA sequences: new perspectives on phylogenetic status of back-striped weasel and American mink. *Mammal Study*, **33**: 25–33.

Liem F.K. and Wake B.D. 1985. Morphology: current approaches and concepts (Chapter 18). In: M. Hildebrand, D. M. Bramble, K. F. Liem and D.B. Wake. (Eds.). Functional Vertebrate Morphology. The Belknap Press of Harvard University Press Cambridge, Massachusetts and London, England: 366–377.

Masuda R. and Yoshida M.C. 1994. A molecular phylogeny of the family Mustelidae (Mammalia, Carnivora), based on comparison of mitochondrial cytochrome *b* nucleotide sequences. *Zoological Science*, **11**: 605–612.

Nozdrachev A.D. 1973. Anatomy of the cat. Nauka, Leningrad, 202 p. [In Russian].

Pavlinov I.Ya. 2006. Systematics of recent mammals (2nd edition). Moscow University, Moscow, 297 p. [In Russian].

Potapova E.G. 2013. Morpho-biological approach in phylogenetics (possibilities and limitations). In: A.F. Alimov and S.D. Stepanjants (Eds.). Biological systematics: modern problems. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **317**(2): 53–65. [In Russian with English summary].

Romeis B. 1954. Microscopic technics. Inostrannaya literatura, Moscow, 718 p. [In Russian].

Samuels J.X., Meachen J.A. and Saka S.A. 2013. Postcranial morphology and the locomotor habits of living and extinct carnivorans. *Journal of Morphology*, **274**: 121–146.

Sato J.J., Hosoda T., Wolsan M., Tsuchiya K., Yamamoto M. and Suzuki H. 2003. Phylogenetic relationships and divergence times among Mustelids (Mammalia: Carnivora) based on nucleotide sequences of the nuclear interphotoreceptor retinoid binding protein and mitochondrial cytochrome b genes. *Zoological Science*, **20**: 243–264.

Sokolov I.I., Sokolov A.S. and Klebanova E.A. 1974. Morphological features of locomotor organs of some mustelids (Mustelidae) in connection with life habits. In: E.A. Klebanova (Ed.). Functional morphology of mammals. Nauka, Leningrad: 4–98. [In Russian].

Sukhanov V.B. and Gambaryan P.P. 1984. General, functional and ecological morphology of mammals. In: Theriology in the USSR. Nauka, Moscow: 30–73. [In Russian].

Tarasoff F.J. 1972. Anatomical observations on the river otter, sea otter and harp seal with reference to those structures that are known significance in thermal regulation and diving. A thesis for the degree of Doctor of Phi1osophy, Biology Department McGill University, Montreal.

Ternovskiy D.V. and Ternovskaya Yu.G. 1994. Ecology of mustelids. Nauka, Novosibirsk, 223 p. [In Russian].

Tumanov I.L. 2003. Biological characteristics of carnivores mammals of Russia. Nauka, Saint-Petersburg, 432 p. [In Russian].

Tumanov I.L. 2009. Rare carnivorous mammals of Russia (small- and middle-sized species). Branko, Saint-Petersburg, 448 p. [In Russian].

Vorobieva E.I. 1991. The evolutionary synthesis and evolutionary morphology (Chapter 17). In: E.I. Vorobieva and A.A. Vronskiy (Eds.). Contemporary evolutionary morphology. Kiev: 244–261. [In Russian].

Waibl H., Gasse H., Constantinesco G., Hashimoto Y. and Simoens P. 2005. Nomina anatomica veterinaria. Editorial Committee Hannover, Columbia, Gent, Sapporo, 166 p.

Wolsan M. 1993. Phylogeny and classification of early European Mustelidae (Mammalia: Carnivora). *Acta Theriologica*, **38**: 345–384.

Wolsan M. 1999. Oldest mephitine cranium and its implications for the origin of skunks. *Acta Palaeontologica Polonica*, **44**: 223–230.

Woods C.A. and Howland E.B. 1977. The skin musculature of Hystricognath and other selected rodents. *Journal of Veterinary Medicine, series C – Anatomia, Histologia, Embryologia*, **6**: 240–264.

Wozencraft W.C. 2005. Order Carnivora. In: D.E. Wilson and D.M. Reeder (Eds.). Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference (3rd edition). Johns Hopkins University Press, Baltimore, 2142 p.

Yamada C. and Masuda R. 2010. Molecular phylogeny and evolution of sex-chromosomal genes and SINE sequences in the family Mustelidae. *Mammal Study*, **35**: 17–30.

Youngman P.M. 1982. Distribution and systematics of the European Mink *Mustela lutreola* Linnaeus 1761. *Acta Zoologica Fennica*, **166**: 1–48.

Zherebtsova O.V. and Davydova A.N. 2011. Characteristics of a skin and subcutaneous musculature of *Laonastes aenigmamus*. In: Theriofauna of Russia and adjacent territories. Materials of IX congress of the Theriological society of RAS. KMK, Moscow: 162. [In Russian].

Представлена 6 марта 2014; принята 31 августа 2015.